The University of Chicago
FOUNDED BY JOHN D. ROCKEFELLER

BEITRÄGE ZUR GEHIRNPHYSIOLOGIE DER ANNELIDEN

A DISSERTATION SUBMITTED TO THE FACULTIES OF THE GRADUATE SCHOOLS OF ARTS, LITERATURE, AND SCIENCE, IN CANDIDACY FOR THE DEGREE OF DOCTOR OF PHILOSOPHY

(DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY)

BY
SAMUEL STEEN MAXWELL
MONMOUTH, ILLINOIS

WITH SEVEN FIGURES IN THE TEXT

CHICAGO
1897

The University of Chicago
FOUNDED BY JOHN D. ROCKEFELLER

BEITRÄGE ZUR GEHIRNPHYSIOLOGIE DER ANNELIDEN

A DISSERTATION SUBMITTED TO THE FACULTIES OF THE GRADUATE SCHOOLS OF ARTS, LITERATURE, AND SCIENCE, IN CANDIDACY FOR THE DEGREE OF DOCTOR OF PHILOSOPHY

(DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY)

BY
SAMUEL STEEN MAXWELL
MONMOUTH, ILLINOIS

ACAD. LIBRAT. BIBL.

WITH SEVEN FIGURES IN THE TEXT

CHICAGO
1897

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550825_0058

(From the Hull Physiological Laboratory of the University of Chicago.)

Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden.

Von

Samuel Steen Maxwell,
Monmouth, Illinois.

Mit 7 Textfiguren.

I. Einleitung.

Das Zentralnervensystem der Würmer bietet wegen seines einfachen Baues und seiner segmentalen Anordnung ein günstiges Objekt für die physiologische Forschung. Seine Anatomie und Histologie hat man emsig untersucht und eine Reihe Einzelheiten angehäuft, aber die Physiologie desselben ist erst neuerdings in Angriff genommen worden.

Hoffmeister (8) hat vor langer Zeit dem Glauben Ausdruck gegeben, dass nur das cerebrale Ende des Regenwurmes lichtempfindlich ist. Darwin (2) hat später denselben Gegenstand untersucht und geglaubt, er habe durch seine Experimente Hoffmeister's Meinung bestätigt. Doch hat Graber (7) die Unrichtigkeit dieser Annahme schon dadurch erwiesen, dass er bei enthaupteten Würmern Lichtempfindlichkeit demonstrirte. Darwin hat den Regenwürmern auch Verstand zugeschrieben und als Beweis eine Reihe von Beobachtungen angeführt über die Art und Weise, wie Blattstiele in die Oeffnungen der Erdgänge gezogen wurden.

Friedländer (4) schnitt Regenwürmer entzwei und beobachtete, dass die vorderen Hälften sich wie normale Würmer geberdeten, während die hinteren Hälften zwar keine spontane Bewegungen machten, aber auf jeden äusseren Anreiz reagirten. Er fand auch, indem er einen Theil, etwa 8—10 Ganglien, des Bauchnervenstranges entfernte, dass eine solche Unterbrechung in der Kontinuität des Centralnervensystems die Coordination zwischen den vorderen und hinteren Theilen nicht zerstört. Wenn der

Vordertheil zu kriechen anhebt, macht auch der hintere Theil coordinirte Kriechbewegungen. Wenn er einen Wurm entzwei schnitt und die Theile wieder zusammennähte, so war eine vollkommene Coordination der beiden Theile vorhanden; jede Bewegungswelle im vorderen Theile hatte eine entsprechende Bewegung des hinteren Theils zur Folge.

In einer späteren Arbeit (3) giebt Friedländer die Resultate weiterer Beobachtungen und Experimente. Er entfernte das Oberschlund-Ganglion und behielt die Thiere am Leben. Diese Operation hatte keine sehr merklichen Veränderungen im Verhalten der Würmer im Gefolge. Sie frassen, begaben sich in ihre Gänge und paarten sich wie normale Würmer. Sie erschienen etwas unruhiger als normale Würmer und die Stellung des vorderen Körpertheils war beim Kriechen ein wenig von der normalen verschieden. Die Entfernung der Unterschlundganglien und der zwei oder drei Ganglien gleich dahinter hatte einen merklicheren Effekt. Mit einer scheinbaren Ausnahme gingen solche Würmer nach der Operation nicht in ihre Löcher.

Der erste, welcher die Gehirnphysiologie der Würmer nach vergleichender Methode behandelte, war Loeb (9). In einer Reihe von Experimenten mit verschiedenen Anneliden, Planarien und anderen Würmern warf er die Frage auf, ob bei Würmern, wie es bei höheren Thieren der Fall ist, der vordere, das Gehirn enthaltende Theil den biologischen und psychologischen Charakter der Spezies vorwiegend bestimme. Entzweigeschnittene Würmer zeigten gewisse definitive und charakteristische Verschiedenheiten zwischen dem vorderen hirnhaltigen Theile und dem hinteren hirnlosen. Die Art und die Summe dieser Verschiedenheiten waren anscheinend konstant für eine gegebene Spezies und variirte bei verschiedenen Spezies. Enthauptete Exemplare von Thysanozoon Brochii, einer Planarie, zum Beispiel offenbarten keine Spontaneität, während Planaria torva eine nahverwandte Art bei Zerstückelung in jedem genügend grossen Stücke Spontaneität aufwies. Enthauptete Exemplare von Cerebratulus bohrten sich nicht in die Erde, obgleich sogar ein sehr kleines Stück des Kopfendes, das das Gehirn enthielt, sich prompt in den Sand grub. Wenn eine Nereis in Stücke geschnitten wurde, so fand er, dass nur der vordere Theil spontane, fortschreitende Bewegungen machte und sich in den Sand grub. Bei Blutegeln, die

er entzweigeschnitten hatte, beobachtete er, dass der vordere und der hintere Theil sich häufig ohne offenbaren äusseren Anreiz bewegten, dass aber sehr hervorstechende Unterschiede zwischen den beiden Theilen bestanden. Ein sehr geringer Anreiz war genügend, um das hintere Stück in Schwimmbewegung zu versetzen, während man das Kopfende nur durch wiederholte Reizungen zum Schwimmen bringen konnte. Durch sanftes Pressen des hinteren Saugnapfes gegen die Wand oder den Boden des Gefässes konnte man diesen veranlassen, sich durch Reflexbewegung fest zu saugen; dies Experiment gelang mit dem vorderen Saugnapf nur unter Schwierigkeiten oder überhaupt nicht. Wenn man den Nervenstrang durchschnitt, jedoch die Verbindung zwischen dem vorderen und dem hinteren Theil durch einen Rest von Gewebestoff erhielt, so erfolgten coordinirte Kriechbewegungen; doch manchmal zeigte der hintere Theil Neigung zum Schwimmen, während das vordere Ende kroch oder festgesogen war. Diese Verschiedenheiten zwischen den hirnhaltigen und den hirnlosen Theilen der Würmer sind augenscheinlich Verschiedenheiten biologischer und psychologischer Natur und berechtigen zu dem Schlusse, dass der vordere, hirnhaltige Theil des Wurms den biologischen und physiologischen Charakter der Spezies hauptsächlich bestimmt.

Wünschenswerth war es nun, so weit wie das möglich, den Antheil jedes einzelnen Ganglions in der Gesammtsumme dieser Charaktere zu bestimmen und zu finden, ob zwischen den Funktionen der verschiedenen Theile des Gehirns der höheren Thiere und der verschiedenen Ganglien der Würmer irgend welche Uebereinstimmung existirt. Auf Ersuchen von Herrn Loeb unternahm ich die Lösung dieses Problems. Im Verlaufe meiner Untersuchungen habe ich mit Regenwürmern, Blutegeln, Meeresanneliden und Süsswasser- wie auch Meeresplanarien experimentirt. Nereis virens erwies sich für die Zwecke dieser Forschung passender als irgend eine andere Art.

Die Arbeit ist im physiologischen Laboratorium der Universität von Chicago und im Marine Biological Laboratory zu Woods Holl unter Leitung von Professor Loeb entstanden, dem ich hier meinen tiefgefühltesten Dank auszudrücken wünsche.

Einleitende Bemerkungen über die Methoden der Gehirnphysiologie niederer Thiere.

Bevor wir auf die Beschreibung der Experimente eingehen, müssen wir unseren Standpunkt bezüglich der Analyse von Hirnfunktionen bei niederen Thieren klarlegen. Wir müssen zwischen einem psychologischen und einem physiologischen Standpunkt unterscheiden [1]).

Der psychologische Standpunkt hat mit dem Instinkt und dem Willen der Thiere als bestimmenden Ursachen thierischer Bewegung zu schaffen. Aber Wille und Instinkt sind Abstraktionen und können in wissenschaftlichem Sinne nicht die Ursache thierischer Bewegungen sein. Vom physiologischen Standpunkt, wie ihn Loeb vertritt, hat man thierische Bewegungen als Reaktionen anzusehen, für die entsprechende Ursachen vorhanden sein müssen. Diese Ursachen können äussere oder innere sein und Untersuchungen thierischer Bewegungen erfordern daher zunächst eine Untersuchung dieser Ursachen. Dass der Unterschied der beiden Standpunkte mehr ist als eine blosse Art zu definiren, wird aus folgenden Beispielen erhellen.

Sehr viele Thiere haben das Bestreben in die Erde zu kriechen oder sich in Spalten und Rissen zu verkriechen. Dies Bestreben wird vom psychologischen Standpunkt aus durch die Annahme eines Instinktes, welches das Thier im Dunkel Sicherheit suchen lässt, hinreichend erklärt. Aber Loeb hat gefunden, dass viele dieser Thiere sich gerade so fest in Spalten und Ritzen verkriechen und dort gerade so ruhig verweilen, wenn diese Spalten durch Glasstücke, die sogar dem Sonnenlichte ausgesetzt waren, gebildet werden. Ueberdies thun sie, wie derselbe Autor zeigte, ganz dasselbe in einer vollkommen dunklen Kiste. Diese Experimente zeigen, dass das der angebliche Instinkt in diesen Fällen die Reaktion des Thieres auf Berührungsreize ist, und nicht einer Vorstellung der Sicherheit im Dunkeln zuzuschreiben ist.

Die psychologische Erklärung der Bewegungen niederer Thiere nimmt ferner an, dass Wille oder Instinkt nothwendige Funktionen

1) Eine klare und exakte Zusammenfassung des Unterschieds zwischen der physiologischen und der psychologischen Methode findet sich bei Loeb (11) und (9).

jedes Centralnervensystems seien. Durch die folgenden Erwägungen erweist sich diese Annahme jedoch als unnöthig. Niemand leugnet bei der heliotropischen Bewegung der Pflanzen eine direkte ursächliche Beziehung zwischen einem bestimmten physischen Agens, dem Licht und der Reaktion des Organismus. Auch behauptet Niemand, dass solche Bewegungen von einem Nervensystem abhängig sind. So führt man auch die geotropischen, hydrotropischen, stereotropischen und andere Bewegungen der Pflanzen ohne Frage auf bestimmte physische Ursachen zurück. Die Identität von Heliotropismus, Geotropismus und Stereotropismus bei Pflanzen und Thieren ist von Loeb nachgewiesen worden (10, 11). Er hat gezeigt, dass die Abhängigkeit der Thiere von Licht, Gravitation u. s. w. in jedem Punkte mit der Abhängigkeit der Pflanzen von denselben Ursachen identisch ist. Die heliotropischen Reaktionen bei Pflanzen zum Beispiel werden durch die Richtung und Brechbarkeit der Lichtstrahlen bestimmt (die blauen Strahlen sind wirksamer als die rothen). Loeb hat gezeigt, dass es sich bei Thieren gerade so verhält. Durch den Beweis der Identität von Heliotropismus und anderen tropischen Reaktionen bei Thieren und Pflanzen ist auch bewiesen, dass diese Reaktionen nicht spezifische Funktionen des Centralnervensystems sind. Aber dieser Beweis ist von ihm noch viel direkter erbracht worden. Die Süsswasserplanarie, Planaria torva, ist lichtempfindlich (Loeb 12). Wenn die Thiere plötzlich aus dem Dunkeln ins Licht gebracht werden, so setzen sie sich in Bewegung und kommen schliesslich in den Theilen des Gefässes, welche am schwächsten beleuchtet sind, zur Ruhe. Sie erwecken den Eindruck, dass grössere Intensität des Lichts sie zu Bewegung anreizt und geringere sie zur Ruhe kommen lässt. Diese Thiere besitzen ein Gehirn und verhältnissmässig hoch entwickelte Augen. Loeb fand (9), dass geköpfte Planarien unbeschadet des Verlustes ihes Hirnes und ihres Augen dieselbe Lichtreaktion zeigen wie normale Thiere, — im Licht werden sie in Bewegung versetzt, im Dunkeln kommen sie zur Ruhe. Er erreichte ähnliche Resultate durch Experimente mit Lumbricus foetidus (Loeb 9). Er brachte normale und auch geköpfte Exemplare dieses Wurmes in Gefässe, deren Boden zur Hälfte mit reinem Filtrirpapier, zur anderen Hälfte mit Stoffen von dem natürlichen Aufenthaltsort der Würmer bedeckt waren. Kopflose sowohl wie normale Würmer sammelten sich auf dem Dünger.

Es ist ersichtlich, dass diese Reaktionen, die eben so gut nach Verlust des Hirnes erfolgen, nicht spezifische Gehirnfunktionen sein können.

Vom physiologischen Standpunkt aus werden die Reaktionen der Würmer verständlich. Das Einbohren der Regenwürmer in die Erde wird nicht als geheimnissvoller Instinkt angesehen, sondern erklärt sich durch die Reaktionen des Organismus auf Berührungsreize und Licht. Die anderen sogenannten Instinkte lösen sich auf ähnliche Weise auf, so dass wir es nur mit dem Zusammenhang von Reizursache und Reaktion zu thun haben.

III. Versuche an Nereis virens.

1. Nereis virens ist eine grosse, hochentwickelte Annelide, die in Sandlöchern ein wenig unterhalb und oberhalb des niedrigsten Wasserstandes an der Atlantischen Küste von Nordamerika lebt. Verrill (15) beschreibt sie folgendermaassen:

„Sie wird achtzehn Zoll oder darüber lang. Die Farbe ist ein mattes grünliches oder bläuliches Grün, mehr oder weniger roth angehaucht, und die Haut reflektirt helle, schillernde Farben; die grossen Lamellen oder Kiemen an den Seiten sind vorn grünlich, doch weiter hinten werden sie oft hellroth durch die zahlreichen Blutgefässe, die sie enthalten. Sie ist ein sehr behender und gefrässiger Wurm und hat einen grossen einziehbaren Rüssel, der am Ende mit zwei starken, schwarzen, hakenartigen Kiefern und an den Seiten mit vielen kleineren Zähnen bewaffnet ist."

Der Kopf ist hervorragend entwickelt, trägt zwei Paar Augen und folgende bewegliche Anhängsel: Ein Paar kleine Fühlfäden (Fig. 5 *T*) am äussersten vorderen Ende des Kopfes; weiter hinten und an der Seite ein Paar Taster (Fig. 5 *P*), jeder hat ein kleines Fühlorgan (oder cirrus) am Ende; hinter diesen vier Paar lange, dünne Tentakel (Fig. 5 *a*, *b*, *c*, *d*). Dem allgemeinen Annelidentypus entsprechend besteht das Centralnervensystem (Fig. 4) aus einem Bauch-Nervenstrang (*n*), einem subösophagalen Ganglion (*s*), einem Paar den Schlund einfassenden Commissuren und einem supraösophagalen Ganglion (*B*). Einige unbedeutende Einzelheiten ausgenommen, die für die Zwecke dieser Arbeit nichts bedeuten, stimmt der anatomische Bau mit der von Quatrefages (13) gegebenen Beschreibung von Nereis regia überein.

2. Die meisten hier beschriebenen Experimente setzten sich zusammen aus der Entfernung gewisser Theile des Centralnervensystems und aus der Beobachtung des Verhaltens und der Reaktionen des Thieres, nachdem die Wunde geheilt war. Zum Zweck der Operation wurden die Würmer in eine fünfprozentige Lösung von Alkohol in Seewasser gelegt, bis sie ruhig wurden. Sobald die Anästhesie vollkommen war, wurden sie auf eine grosse, mit feuchtem Filtrirpapier bedeckte Glasplatte gebracht, die Platte wurde auf das Gestell eines Sezirmikroskops gelegt und die Operation mit Hilfe der Lupe ausgeführt. Mit einer scharfen Scheere wurde die Haut aufgeschlitzt und ein kleiner Haken unter das zu zerstörende Ganglion geschoben, das dann mit einer scharfen, spitzigen Scheere abgeschnitten wurde. Das so entfernte Stück wurde mit der Lupe untersucht, um sicher zu sein, dass nicht etwas anderes als das Ganglion entfernt worden war. Häufig trat bei der Operation nur geringe Blutung ein. In Fällen starken Blutens nach der Operation musste das Wasser häufig gewechselt werden, um der Entwicklung von Mikrobenkulturen vorzubeugen.

3. Die Wirkung der Durchschneidung des Nervenstranges.

Friedländer hat entdeckt, dass der Regenwurm nach Durchschneidung des Nervenstranges coordinirte Ortsbewegungen macht. Bei Blutegeln und Planarien fand Loeb (9) ein ähnliches Phänomen, wenn der Körper so durchschnitten war, dass nur ein Stück Haut die beiden Theile vereinte. Es war nun interessant ausfindig zu machen, ob dies Phänomen bei allen Würmern zu treffen ist, oder ob bei einigen die Coordination nur vermittels des Nervenstranges bewirkt wird. Zu diesem Zwecke experimentirte ich mit dem Bauchnervenstrang in Nereis. Die Thiere wurden vor der Operation, wie oben beschrieben, mit Alkohol fühllos gemacht. Ein kleiner Längenschnitt wurde in der Mitte des Bauches gemacht und dann ein oder mehrere Ganglien des Nervenstrangs entfernt, oder öfter noch wurde der Strang einfach durchschnitten, da durch diese Methode wesentlich dieselben Resultate erzielt wurden. Bei dieser Operation muss mit vieler Sorgfalt das Durchschneiden des Blutgefässes, welches gerade unter dem Nervenstrang dicht am Bauche liegt, vermieden werden. Wenn dies Blutgefäss verletzt wird, erfolgt ein bedenklicher Blutverlust, und es ist viel schwieriger das Thier am Leben zu erhalten.

Ich beobachtete die Bewegungen der operirten Würmer beim Kriechen auf nassem Glas, Holz, rauhem Papier und Sand. In den meisten Fällen war der Mangel an Coordination zwischen beiden Theilen sehr frappant. Häufig kam es vor, dass der hintere Theil unthätig nachgeschleppt wurde, während der vordere Theil kroch oder schwamm (Fig. 1). Oft beobachtete ich, wie der vordere Theil schwamm, während der hintere Theil Kriechbewegungen machte. Zuweilen trat auch das Umgekehrte ein, der Schwanz machte Schwimmbewegungen, während das Kopfende kroch. Zuweilen, wenn beide ruhig waren und der hintere Theil plötzlich durch irgend eine äussere Ursache gereizt wurde, kroch er theilweise über den unaufgestörten vorderen Theil. Dasselbe fand statt, wenn beide Theile krochen und das vordere Ende plötzlich stillhielt.

Figur 1.

Wenn aber das vordere Ende auf einer Fläche kroch, welche der Bewegung des Wurmes beträchtlichen Reibungswiderstand bot, so machte manchmal das hintere Ende Kriechbewegungen. Diese Bewegungen konnte man als coordinirt mit denen des vorderen Endes ansehen, insofern, als beide Stücke in derselben allgemeinen Richtung fortzuschreiten suchten. Die Art und der Betrag der Coordination war jedoch sehr von der verschieden, die Friedländer im entsprechenden Experiment mit dem Regenwurm beobachtet hat.

Beim Regenwurm ist das Tempo der Bewegung vor und hinter der Wunde dasselbe. Wie Friedländer konstatirt, wirkt jeder einzelne Zug, der vom vorderen Ende gemacht wird, als Reiz für die Nervenelemente in den Segmenten gleich hinter der Wunde. Als Reaktion auf diese Reize finden coordinirte Reflexbewegungen der Muskeln statt. Jede Contraktionswelle im vorderen Theile produzirt eine entsprechende Contraktionswelle im hinteren

Theile. Bei Nereis hingegen bewegen sich der vordere und der hintere Theil in ganz verschiedenen Phasen und in keinem Falle habe ich beobachtet, dass die Bewegungen des einen Theiles eine entsprechende Anzahl Contraktionswellen in dem andern hervorgerufen hat. Der Unterschied zwischen Nereis und Lumbricus ist um so auffallender, wenn wir bedenken, dass bei letzterem sehr deutliche Coordination eintritt, wenn ein mehrere aufeinander folgende Ganglien enthaltender Strang entfernt worden ist, oder sogar wenn das Thier entzwei geschnitten und die Stücke zusammengenäht werden, während bei der ersteren das einfache Durchschneiden des Stranges ohne Verletzung irgend welcher Ganglien die Coordination so ernstlich stört. Eine rein mechanische Erklärung der Uebertragung des Impulses von Segment zu Segment, wie man sie für das Kriechen des Regenwurmes vorgeschlagen hat, wird daher gewiss nicht für Nereis genügen, und wir haben das Centralnervensystem, besonders den Nervenstrang, als den wesentlichen und normalen Apparat zur Uebertragung der Impulse, die coordinirte Bewegung hervorrufen, anzusehen.

Einen weiteren Unterschied zwischen unverletzten und operirten Würmern sieht man beim Eingraben der Thiere. Im Laboratorium wurden die Würmer in breiten, flachen, 5 bis 6 Centimeter tiefen Schüsseln gehalten. Der Boden jedes Gefässes war mit einer 2—3 Centimeter tiefen Sandschicht bedeckt und diese war mit Seewasser bedeckt. Wenn ein normaler Wurm (Nereis) in ein solches Gefäss gethan wird, beginnt er bald sich einzugraben und die Bohrbewegungen werden solange fortgesetzt, bis das ganze Thier unsichtbar oder nur das äusserste Ende des Schwanzes oder die Schwanzfühler über dem Sande sichtbar bleiben. Alsdann bleibt es lange still liegen oder macht gelegentlich spontane Bewegungen. Ein operirter Wurm fängt wie ein normaler Wurm zu graben an, aber der hintere Theil nimmt an den Grabebewegungen keinen Theil. Wenn die operirte Stelle die Oeffnung des Loches erreicht, kommt der vordere Theil vollständig zur Ruhe und der Wurm bleibt stundenlang so liegen mit dem hintern Theil auf der Sandfläche. Wenn nicht der Kopf zufällig sich eine Strecke spontan unter dem Sande bewegt, so dringt das Schwanzende überhaupt nicht in das Loch ein. Diese Erscheinungen zeigen, dass die Impulse, welche coordinirte Bewegung hervorrufen, in

Nereis von Segment zu Segment vermittels der Commissuren des Bauchstranges übertragen werden.

Eine weitere Wirkung des Durchschneidens des Nervenstranges sieht man in dem Formunterschiede der Segmente vor und hinter der Wunde. Wenn ein operirtes Thier ruhig daliegt, sieht man, dass die Einschnürungen zwischen den Segmenten im hinteren Theil weniger deutlich sind, als im Theile vor der Wunde. Von oben gesehen erscheinen die Segmente des hinteren Theiles breiter und flacher als die des vorderen Theils. (Fig. 1 stellt ein Exemplar vor, bei dem die Strangdurchschneidung bei *b* gemacht wurde. Der vordere Theil, *a*—*b*, ist mehr zusammengezogen und die Segmente sind annähernd kreisförmig; der hintere Theil, *b*—*c*, ist schlaff und flach.) Diese Unterschiede zeigen, dass die Muskeln des hinteren Theiles schlaffer sind, als die der vorderen Segmente. Es ist augenscheinlich, dass die Muskeln ihre normale Spannung bis zu einem gewissen Grade verlieren, wenn die Verbindung zwischen ihnen und den vorderen Theilen des Centralnervensystems unterbrochen ist. Diese Verminderung der Spannung scheint allmählich nachzulassen und würde eventuell ohne Zweifel ganz verschwinden. Ich habe jedoch das vollständige Verschwinden derselben nicht beobachtet, weil ich solcherart operirte Würmer nicht mehr als 4—5 Tage am Leben erhalten konnte. Bei enthaupteten Würmern sieht man anscheinend dieselbe Erschlaffung, und bei ihnen erlangen die Muskeln ihre normale Spannung vollkommen wieder.

Es ist schwerer, Würmer am Leben zu erhalten, bei denen nur der Nervenstrang durchschnitten ist, als solche, deren Hirn entfernt worden oder sogar solche, die enthauptet worden sind. Der Grund dafür liegt darin, dass wegen der mangelnden Coordination zwischen dem vorderen und hinteren Theile des Thieres die Gewebe an den operirten Stellen so stark affizirt werden, dass ein krankhafter Zustand eintritt und sich bald über den ganzen Körper ausbreitet. Auch wenn die Krankhaftigkeit nicht sehr überhand nimmt, bricht doch der Wurm an der operirten Stelle bald entzwei.

Es ist schon erwähnt worden, dass das Bauchblutgefäss leicht verletzt wird beim Durchschneiden des Nervenstranges, weil die beiden so nahe beieinander liegen. Wenn es geschieht, so tritt eine Aenderung in der Farbe des Körpertheils ein, der hinter der

Wunde liegt. Der hintere Theil wird viel blasser, nimmt sogar oft ein gelbliches Grün an, in auffallendem Contrast zu der stark röthlichen Farbe des vorderen Theils. Zuerst könnte man glauben, dass der Blutverlust die Ursache sei, aber man überzeugt sich bald, dass in vielen Fällen der geringe Blutverlust den auffallenden Unterschied in der Farbe nicht erklärt. Ueberdies ist die Richtung der Blutbewegung im Bauchblutgefäss schwanzwärts gerichtet und das Kopfende sollte daher sein Blut schneller verlieren als das Schwanzende, was nicht der Fall ist. Die richtige Erklärung scheint in der Thatsache enthalten zu sein, dass die Segmente gerade vor der Wunde sich zusammenziehen und grossen Blutverlust verhindern. Das Rückenblutgefäss, in dem der Fluss nach dem Kopf zu gerichtet ist, fährt fort Blut vom hinteren in den vorderen Theil zu tragen. Auf diese Weise sammelt sich im vorderen Theil ein Ueberfluss an, während der hintere Theil wirklich weniger Blut haben kann, als wenn der Wurm vollkommen durchgeschnitten worden wäre. Der Unterschied in der Farbe ist oft dem Unterschied in den Theilen von Heteronereis merkwürdig ähnlich [1]).

4. Entfernung des Unterschlund-Ganglions. Die Entfernung dieses Ganglions ist verhältnissmässig leicht. Die Art der Operation ist folgende: Nachdem der Wurm mit Alkohol fühllos gemacht ist, wird er mit der Bauchseite nach oben auf den Objektträger des Sezir-Mikroskops gelegt. Mit einer kleinen, scharfen, spitzen Scheere wird ein Längsschnitt durch die Körperwand auf der Mittellinie des ersten Körpersegmentes gemacht. Die Wundränder werden auseinandergezogen und das blossgelegte Ganglion wird mit einem kleinen Haken gefasst. Dann bringt man die Spitze der Scheere unter den Haken und schneidet die drei Verbindungen des Ganglions ab. Bei der Operation tritt nur geringer Blutverlust ein, wenn man richtig vorgeht. Die Wunde heilt schnell und die Würmer können lange am Leben gehalten werden.

---

1) In Claparède's Annèlides Chétopodes du Golfe de Naples sind Figur 4 auf Tafel 3 und die Figuren 1 B und 1 C auf Tafel 7 dem Bilde einer Nereis vireus, deren Bauchblutgefäss durchschnitten ist, auffallend ähnlich. Diese Aehnlichkeit lässt vermuthen, dass der seltsame Polymorphismus von Nereis Dumerillii durch Aenderungen oder Stockungen im Blutumlauf entweder verursacht wird, oder damit eng zusammenhängt.

Bei Würmern, welche ihres Unterschlund-Ganglions beraubt sind, ist viel weniger Spontaneität vorhanden als in normalen Würmern. Sie liegen ruhig auf der Sandfläche und kriechen sehr wenig in ihrem Gefäss herum. Sie kriechen fast ausschliesslich an den Rändern des Gefässes. Hier wie bei allen ähnlichen Versuchen ist es nicht möglich, zwischen den inneren Reizungsursachen, welche sogenannte spontane Bewegungen hervorrufen, und den anscheinend mehr äusseren Ursachen, welche Reflexbewegungen hervorbringen, zu unterscheiden. Man kann jedoch mindestens sagen, dass Würmer, die dies Ganglion verloren haben, in ihrem Verhalten ruhiger sind als normale Würmer. Ihre Ruhe macht jedoch auf den Beobachter nicht den Eindruck von Hilflosigkeit, sondern eher den Eindruck eines Zustandes gesunder Behäbigkeit. Ihr Verhalten ist in dieser Hinsicht, wie wir noch sehen werden, auffallend verschieden von dem solcher Würmer, bei denen das Oberschlund-Ganglion entfernt worden ist.

Empfindlichkeit gegen Berührung und andere Reize bleibt bei Nereis ohne Unterschlund-Ganglion ebenso gut erhalten, wie bei normalen Würmern. Durch Berührung mit einer Nadel oder mit einem Bleistift werden die Thiere sofort dazu gebracht Bewegungen zu machen. Nur in der von dem entfernten Ganglion direkt innervirten Gegend zeigt sich gänzlicher Verlust des Gefühls.

Wenn man die Fühler einer ruhig daliegenden normalen Nereis vorsichtig und sanft mit einer Nadel berührt, so zieht der Wurm manchmal die Fühler ein wenig zurück, bewegt sie dann vorsichtig, als ob er sich zu vergewissern suche, ob der Gegenstand essbar sei; doch manchmal zieht er auch den Kopf plötzlich fort, sobald man die Fühler berührt hat. Wenn die Berührung nur im geringsten rauh oder ungestüm ist oder wenn ein Fühler mit einer kleinen Zange gezwickt wird, so zieht sich der Kopf ganz besonders plötzlich und energisch erschreckt zurück. Mit dem normalen Wurm verglichen verfährt das Thier, welches das subösophagale Ganglion verloren hat, in dieser Hinsicht verschieden. Wenn man einen Fühler berührt oder zwickt, legt der Wurm ihn sofort gegen den Körper (Fig. 5 *b*), aber den Kopf zieht er nicht zurück, giebt auch kein anderes Zeichen von Erregung. Wenn der Fühler sehr stark gereizt wird, reagiren einige oder alle Fühler zu derselben Zeit. Diesen Reflex werde ich in einem andern Paragraphen ausführlicher behandeln.

Exemplare von Nereis, denen das subösophagische Ganglion exstirpirt ist, nehmen keine Nahrung zu sich. Angebotene Nahrung beachten sie nicht und offenbaren keine Unruhe oder andere sichtliche Zeichen von Hunger. Fressbewegungen würden unmöglich sein, wenn die Muskeln des Schlundes gelähmt wären. Eine solche Lähmung tritt in der That in gewissem Grade ein, lässt aber einige Wochen nach der Operation etwas nach. Zuerst ist der Schlund vorgestreckt und das Maul theilweise offen, so dass die Spitzen der Kiefer sichtbar sind, was dem Kopfende des Wurms ein geschwollenes Aussehen verleiht. Diese Erscheinungen sind genau dieselben, welche eintreten würden, wenn auf irgend eine Weise die Muskeln des Schlundes ihre normale Spannung verloren hätten, und man wird an den Verlust der Spannung hinter der Wunde erinnert, wenn der Bauchnervenstrang durchschnitten worden ist. Nach einigen Wochen ist der Schlund weniger schlaff und vorgestreckt und es findet darin sogar geringe Bewegung statt. Der Zustand des Schlundes ist anscheinend schon allein genügend, um die Fressunfähigkeit der Thiere zu erklären. Aber die Entfernung des subösophagischen Ganglions hebt die Verbindung zwischen dem supraösophagischen Ganglion und dem übrigen Körper auf und, wie wir später sehen werden, nehmen auch die Würmer, welche nur das supraösophagische Ganglion verloren haben, keine Nahrung zu sich.

Nach dem Verlust des Unterschlund-Ganglions gräbt sich Nereis nicht ein. Sogar drei Wochen nach der Operation, als die Wunde anscheinend vollkommen geheilt war und der Wurm in allen Theilen vollkommen gesund zu sein schien, zeigte sich nicht die geringste Neigung sich einzugraben. Wegen der Lage der Wunde könnte man annehmen, dass der Druck und Zug, denen dieser Theil beim Graben unterworfen wird, als Reize wirken, die den Wurm davon abhielten, die Arbeit lange genug fortzusetzen, um ein Loch zu bohren. Um das zu prüfen, machte ich das folgende Experiment: Ich anästhetisirte mehrere Würmer, machte den gewöhnlichen, das Ganglion blosslegenden Schnitt, öffnete die Schnittwunde mit der Zange oder Nadeln und hob das Ganglion mit dem Haken, als ob ich es herausschneiden wollte, sodass die Verletzung möglichst dieselbe war wie bei vollständiger Operation, nur dass das Ganglion nicht herausgeschnitten wurde. Bei einigen dieser Controlexperimente ging ich weniger sorgfältig vor und es

trat starke Blutung ein. Doch in jedem Falle gruben sich die Würmer trotz ihrer Wunden in den Sand, und gewöhnlich sehr bald nachdem sie sich von der Anästhesie erholt hatten.

Beim Eingraben wie beim Fressen ist die Muskelbewegung des Schlundes ein wesentlicher Faktor, und der Zustand des Schlundes macht die Bewegungen des Eingrabens nach Verlust des Unterschlundganglions unmöglich. Aber wir werden sehen, dass der Wurm auch nach dem Verluste des Oberschlundganglions sich im allgemeinen nicht eingräbt.

5. Entfernung des Oberschlund-Ganglions. Diese Operation ist schwieriger als die vorige, da bei Nereis das Gehirn so dicht unter dem Epithel liegt und so damit verbunden ist, dass eine grosse äussere Wunde bei der Exstirpation erforderlich ist. Die Augen liegen direkt über dem Gehirn und werden bei der Operation natürlich zerstört. Gewöhnlich tritt etwas Blutverlust ein, wenn aber die Operation erfolgreich durchgeführt wird, so ist die Blutung verhältnissmässig gering.

Nach dem Verlust des Oberschlundganglions ist die Spontaneität von Nereis grösser als vorher. Die Thiere bekunden eine sonderbare Ruhelosigkeit, die in sehr auffallendem Gegensatze zu der Trägheit derjenigen steht, die das Unterschlund-Ganglion verloren haben. Man sieht sie z. B. in ihrem Gefässe häufiger herumkriechen als normale Würmer oder solche ohne das subösophagische Ganglion. Die folgenden Beobachtungen und Experimente zeigen die charakteristischen Merkmale dieser Thiere in ganz besonderem Grade.

Wenn eine normale Nereis ruhig auf dem Boden eines Gefässes liegt, gelingt es oft, sie mit Sand zu bedecken, indem man kleine Mengen ganz sacht, um das Thier nicht aufzurütteln, darauf thut. Würmer ohne subösophagisches Ganglion lassen sich so leicht künstlich eingraben und bleiben eine Zeit lang ruhig unter dem Sande. Wenn man aber versucht, selbst mit grösster Vorsicht, ein Exemplar ohne Oberschlund-Ganglion zu bedecken, ist das Resultat sehr verschieden. Der Wurm bleibt nicht ruhig liegen, sondern kriecht aus dem Sandhaufen hervor. Wenn es einem gelingt, den ganzen Körper zu bedecken, bleibt das Thier nur ein paar Minuten liegen. In einem Falle bedeckte ich zwei operirte Exemplare vollkommen und sie schienen ruhig zu sein, aber in kaum einer halben Stunde befanden sich beide ganz ausserhalb

ihres Behältnisses und krochen auf dem Tische des Laboratoriums. Ich wiederholte dies Experiment sehr oft, es gelang mir aber nicht in einem einzigen Falle das Thier länger denn ein paar Minuten mit Sand bedeckt zu halten, während normale Würmer und solche ohne subösophagisches Ganglion stundenlang in der künstlichen Grube verharrten.

Nereis lebt in Bohrlöchern in vollständig von Wasser durchsogenem Sande unter dem Wasser. Ich machte in die Mitte eines grossen trockenen Gefässes mit trockenem Sand eine Grube, da hinein senkte ich ein kleineres Gefäss mit nassem Sande, so dass das Niveau des Sandes in beiden Gefässen etwa dasselbe war. Ich legte nun Würmer mit einem Theile ihres Körpers auf den nassen und mit dem andern Theile auf trockenen Sand und suchte zu entdecken, ob sie mit Regelmässigkeit vom trockenen auf den nassen Sand gingen. Dies anscheinend einfache Experiment ist wirklich sehr schwierig, aus dem Grunde, dass jede Methode, die man anwenden kann, um die Würmer in die gewünschte Lage zu bringen, dazu angethan ist, einen Theil des Körpers mehr zu reizen als einen andern und so die Richtung, nach welcher der Wurm kriechen wird, zu beeinflussen. Andererseits wird bei wiederholter Reizung die Irritabilität der Würmer so gering, dass sie überall ruhig liegen bleiben. Zwei Serien von Versuchen mit normalen Würmern ergaben folgendes:

1. Kopf auf dem nassen, Schwanz auf dem trockenen Sande.
   Es krochen nach dem nassen Sande 6
   „ „ „ „ trockenen Sande 0
   Keine Reaktion 6
2. Kopf auf dem trockenen, Schwanz auf dem nassen Sande.
   Es krochen nach dem nassen Sande 11
   „ „ „ „ trockenen Sande 0
   Keine Reaktion 3

Das obige Beispiel ist ungefähr der Durchschnitt des Verhaltens normaler Würmer. Wenn sie kriechen, gehen sie auf den nassen Sand, aber die Reaktion ist etwas bestimmter, wenn der Kopf auf dem Trockenen liegt, als umgekehrt. Diese Reaktionen zeigen, dass Nereis entschieden positiv hydrotropisch ist; die Gegenwart von Wasser ist eine der bestimmenden Ursachen der

Bewegungsrichtungen. Es zeigt sich auch, dass das Kopfende in der Hinsicht sensitiver ist, als das Schwanzende.

Ich experimentirte auf dieselbe Weise mit Würmern ohne Oberschlund-Ganglien. Eine Serie möge hier beispielsweise folgen:

1. Kopf auf dem nassen, Schwanz auf dem trockenen Sande.

Es krochen aufs Nasse	9
„ „ „ Trockene	0
Keine Reaktion	1

2. Kopf auf dem trockenen, Schwanz auf dem nassen Sande.

Es krochen aufs Trockene	13
„ „ „ Nasse	1
Keine Reaktion	3

In den Ausnahmsfällen, wo die operirten Thiere rückwärts aufs Nasse gingen, begannen sie fast ausnahmslos erst weiter aufs Trockene zu kriechen und gingen erst später in umgekehrter Richtung. In vielen Fällen krochen sie ein wenig weiter aufs Trockene und kamen dann zur Ruhe. In umgekehrter Lage, mit dem Kopf auf dem Nassen, ist das Ergebniss nicht wesentlich von dem bei normalen Würmern verschieden.

Das Auffallende bei diesem Experiment ist die Tendenz der Würmer ohne supraösophagisches Ganglion *vorwärts zu gehen*, wenn man auf sie mit einem allgemeinen Anreiz wirkte. Die Tendenz, vorwärts zu kriechen, zeigte sich auch bei einem andern Versuch, bei dem die Anordnung der oben genannten ähnlich war, ausser, dass der Sand in beiden Gefässen nass, jedoch im äussern Gefäss 5—15 Grad wärmer war, als im inneren. Normale Würmer krochen in der Regel ganz prompt in den kälteren Sand, während die ohne Oberschlund-Ganglion gewöhnlich vorwärts krochen, selbst wenn der Kopf auf wärmerem Sande war.

Bezüglich des Eingrabens war das Verhalten der *Nereis* ohne supraösophagisches Ganglion merkwürdig. Die Gefässe, in denen die Würmer gehalten wurden, waren an den Ecken abgerundet und die Wände wichen in einem kleinen Winkel von der Vertikalen schräg nach aussen ab. In diesen Schüsseln machten die operirten Würmer wochenlang keine einzige Grube für sich. Jedoch zeigte sich auffallender Stereotropismus, denn sie krochen ringsum an den Wänden entlang, bis ihr Weg sich als eine Rille

im Sande abzeichnete. Bei diesen Würmern war nicht das geringste Anzeichen von Schlundlähmung oder von Unfähigkeit die gewöhnlichen Grabbewegungen zu machen, vorhanden. Obwohl die Thiere sich nicht eingruben, waren sie dazu wohl im Stande. Wenn ich auf dem Pfade an der Seite des Gefässes einen kleinen Berg von nassem Sande baute, so krochen sie darüber hinweg, wenn die Steigung nicht zu gross war; wenn aber die Seite des Hindernisses ziemlich vertikal war, so gruben sie einen Tunnel hindurch anstatt darüber hinweg zu kriechen. Dann formte ich den Sandhaufen so, dass das Hinderniss auf der einen Seite eine sehr schräge Böschung, auf der andern Seite eine sehr steile erhielt. Wenn nun ein Wurm einen horizontalen Tunnel grub, musste er eine verhältnissmässig lange Strecke bohren, bevor er wieder herauskam. Doch in jedem Falle wandte sich der Wurm, anstatt geradeaus zu bohren, nach oben und kam eine kleine Strecke von seinem Eingang zum Vorschein.

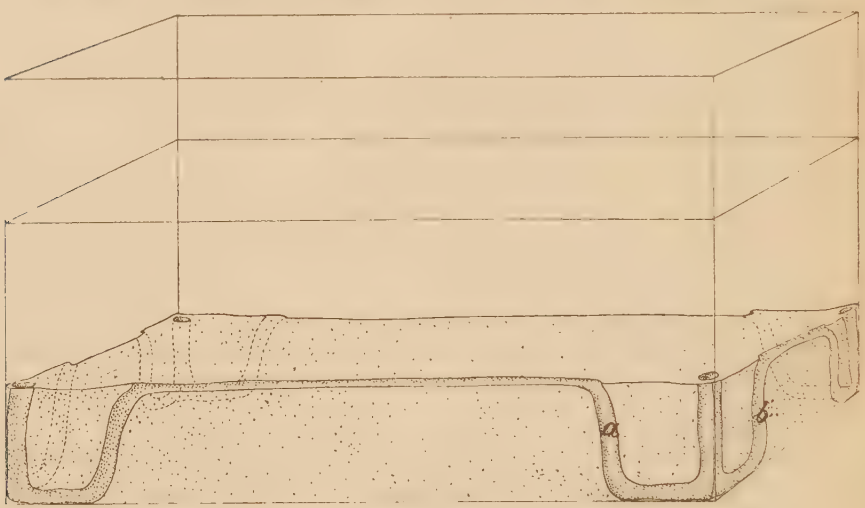
Eine merkwürdige Erscheinung trat ein bei diesen Würmern unter folgenden Umständen: Eine Anzahl Würmer, deren supraösophagisches Ganglion am 5. Juni entfernt worden war, wurden am 22. Juni von ihren Gefässen mit den runden Ecken in ein vollkommen rechtwinkliges Aquarium mit vertikalen Wänden gebracht. Am nächsten Morgen fand ich, dass an allen vier Ecken ein vertikaler Gang bis zum Boden des Gefässes zwischen dem Sand und dem Glas gemacht worden war. Am Boden wendete sich der Gang eine kurze Strecke horizontal — etwa 2 bis 5 cm — und kam dann plötzlich nach oben zur Oberfläche, ein steil ansteigender oder beinahe vertikaler Schacht (Fig. 2).

Wie der absteigende Theil, so waren auch die horizontalen und ansteigenden Theile der Gänge zwischen dem Glase und dem Sand. Regelmässig waren zwei nach oben gerichtete Gänge an jeder Ecke, welche an den beiden an einander stossenden Wänden des Aquariums in die Höhe gingen (Fig. 2 a, b). Die Würmer blieben in diesen Gängen kaum längere Zeit liegen, sondern krochen in ihrem ruhelosen Marsche um das Gefäss hindurch. Oft trafen sie sich in den Gängen, aber anstatt dann zurückzugehen, wie es normale Würmer thun, drückten sie sich aneinander vorbei, jeder in seiner Richtung fortwandernd.

Nach zwei Tagen brachte ich diese Würmer in ein Gefäss mit abgerundeten Ecken zurück und beobachtete sie bis zum

11. Juli, dann tödtete ich sie, um das Fortschreiten der Regeneration zu untersuchen. In dieser Schüssel zeigten sie nie das geringste Bestreben, sich in den Sand hineinzugraben.

Diese Beobachtung wiederholte ich an Würmern, die bedeutend später operirt worden waren. Sieben Würmer, bei denen das genannte Ganglion vor drei Tagen entfernt worden war und die sich nicht eingegraben hatten, wurden in ein Gefäss mit recht-



Figur 2.

winkligen Ecken gethan. Obgleich ihre Wunden noch nicht geheilt waren, gruben einige sich an den Ecken herunter gerade wie im vorigen Falle, vollendeten aber nicht den horizontalen und den nach oben gerichteten Weg. Nachdem sie ein paar Stunden lang im Behälter gewesen waren, sammelten sie sich alle in einer Ecke, mit den Köpfen zusammen, wie um sich alle an der derselben Stelle einzugraben (Fig. 3).

Hier schoben sie und drängten und krümmten sie sich unaufhörlich. Um zu sehen, ob die Richtung des Lichtes mit dieser Zusammenhäufung in dieser besondern Ecke etwas zu thun habe, stellte ich das Gefäss in anderer Richtung auf den Tisch, aber sie verliessen den Schauplatz ihres Kampfes nicht. Fünfzehn Stunden später schienen zwei der Würmer vollständig erschöpft und dem Sterben nahe zu sein, die übrigen fünf fuhren immer noch fort sich zu drängen und zu schieben auf ganz sinnlose Weise. Wegen

ihrer grossen Ruhelosigkeit und der Heftigkeit, mit der sie ihre Köpfe in die Ecke stiessen, wurden ihre Wunden schlimm und alle starben in ein paar Tagen, ohne eine Grube hergestellt zu haben.

Die durch diese Würmer gebotenen Phänomene erinnern an das Verhalten von Fröschen, denen Gehirn und pars commissuralis der Medulla entfernt worden sind. Schrader (14) fand, dass derartig operirte Frösche ein unermüdliches Bestreben vorwärts zu

Figur 3.

kriechen bekunden. Sie gehen geradeaus, selbst wenn Hindernisse von beträchtlicher Höhe zu übersteigen sind. Sich selbst überlassen kommen sie nur zur Ruhe, wenn ihr Kopf in eine Ecke gedrückt und ein weiterer Vormarsch unmöglich ist. Diesen ähnlich sind die Resultate, die Goltz (6) erhielt bei Hunden, denen er die vorderen Hälften des Grosshirns exstirpirt hatte. Solche Hunde zeigen dieselbe Ruhelosigkeit und dasselbe Bestreben vorwärts zu gehen. Sie laufen mit dem Kopfe voran wie belebte Maschinen; sie scheinen von einem wahren Dämon der Unruhe besessen zu sein. Ausser dem Gefäss mit den Würmern ohne Oberschlund-Ganglion hatte ich ähnliche rechtwinklige Gefässe, in denen ich normale Würmer hielt, und solche ohne Unterschlund-Ganglion. Die normalen Würmer gruben sich wie gewöhnlich ein. Die Wür-

mer ohne Unterschlund-Ganglion blieben ruhig liegen, anscheinend ohne Tendenz sich einzugraben. Wenn man sie so nebeneinander stellte, war der Kontrast zwischen Würmern ohne Oberschlund- und solchen ohne Unterschlund-Ganglion besonders auffallend. Die ersteren waren in fast unaufhörlicher Bewegung, die letzteren waren durchweg ruhig und boten das Bild wohlgenährter Zufriedenheit. Dieser Kontrast ist auffallend und dem ähnlich, den Goltz (6) in seinen Experimenten am Grosshirn fand. Er fand nämlich, dass Hunde, bei denen die beiden Hinterhaupts-Lappen zerstört sind, ruhig und friedlich sind. Selbst wenn sie vor der Operation übellaunig gewesen sind, sind sie nachher gutmüthig und bewegen sich wenig. An Charakter scheinen sie genau das Gegentheil von denen zu sein, die in den Stirnlappen operirt worden sind. Wenn wir Exemplare von Nereis ohne supraösophagisches Ganglion mit Hunden, deren Stirnlappen entfernt sind, vergleichen, so werden wir finden, dass die Parallele nicht weniger genau ist, wenn wir Würmer ohne subösophagisches Ganglion mit Hunden vergleichen, bei denen die occipitalen Lappen zerstört worden sind.

Nereis ist ausgesprochen stereotropisch. Ein einfacher Versuch zeigt dies auf interessante Weise. Ich verschaffte mir Stücke Glasröhren passender Länge und mit einem innern Durchmesser, der dem Durchmesser der Würmer etwa gleich war. Fünf dieser Röhren legte ich auf den Boden eines Gefässes mit sechs normalen Würmern. Binnen einer halben Stunde war jede Röhre von einem Wurm besetzt. Das Experiment gelingt immer leicht; die Würmer machen sich prompt diese fertigen Gänge zu Nutze. Würmer ohne supraösophagisches Ganglion sind noch deutlich stereotropisch. Aber in ihren Gefässen fand ich die Röhren öfter leer als in den Gefässen mit den normalen Würmern. Ich nehme an, dies war wegen der Ruhelosigkeit der operirten Würmer.

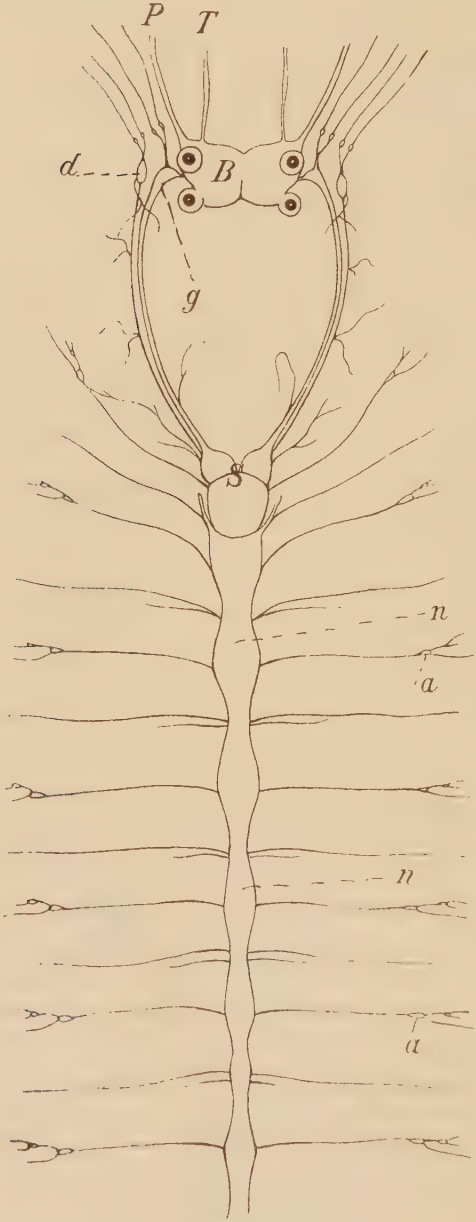
Wenn eine normale Nereis sich irgend einem festen Gegenstand nähert, so sind die Fühler vorgestreckt. Bei den eben erwähnten stereotropischen Experimenten hielten zwei normale Würmer dieselbe Glasröhre nie sehr lange besetzt. Ich sah häufig zwei Würmer an entgegengesetzten Enden der Glasröhre hineinschlüpfen, aber sobald sie nahe genug waren um sich mit den Fühlern zu berühren, zogen sich einer oder beide plötzlich zurück. Wenn sie sich nochmals berührten, erfolgte ein zweites Zurückprallen

und sehr bald verliess einer die Röhre gänzlich. Die operirten Würmer dagegen hielten nicht an, wenn die Fühler sich berührten, sondern beide krochen weiter, bis ihre Köpfe fest gegen einander geschoben waren und so blieben sie, bis sie starben. Die einzige Möglichkeit, sie zu retten, war durch Brechen der Röhre an der Stelle, wo die Köpfe zusammen kamen.

Ein ähnlicher Vorgang war zu beobachten, wenn die Würmer in dem rechtwinkligen Aquarium sich eingruben, wie vorhin erwähnt. Anstatt sich zurückzuziehen, wenn sie in den Gängen zusammen trafen, wanden sie sich aneinander vorbei. Der nachgiebige Sand ermöglichte dies, in den Glasröhren war es unmöglich. Dies illustrirt ebenfalls das charakteristische Bestreben vorwärts zu gehen. Man könnte annehmen, dass Reize auf die Fühler den übrigen Theilen des Centralnervensystems sich mitgetheilt haben würden, aber dies ist nicht der Fall. Wenn die Spitzen der Fühler stark gereizt, z. B. mit einer feinen Zange gezwickt werden, prallt das Thier augenblicklich wie erschreckt zurück. Dieses Zurückprallen ist anscheinend ebenso stark markirt wie in einem normalen Wurme. Natürlich sieht man, wenn man auf die anatomische Struktur blickt, dass die Nervenverbindung zwischen den Fühlern und dem Unterschlund-Ganglion und dadurch auch mit dem Bauchnervenstrange ununterbrochen bleibt, auch nachdem das supraösophagische Ganglion entfernt ist.

Ohne das eben genannte Ganglion nimmt Nereis keine Nahrung mehr zu sich. Wenn man ein Stück Futter, z. B. ein kleines Stück von einem Wurm, auf eine Nadel spiesst und vorsichtig einem normalen Wurm reicht, kann man den Fressvorgang leicht sehen. Wenn man das Futter den Spitzen der vorgestreckten Fühler nähert, kommt der Wurm gewöhnlich ruhig näher. Dann zieht er den Kopf ebenso ruhig ein wenig zurück, legt die Fühler an den Körper und öffnet den Rachen, um die Nahrung zu fassen. Operirte Würmer beachten dagegen angebotenes Futter garnicht, es sei denn, dass man es unsanft auf sie wirft und sie dadurch erschreckt. Sie kriechen über Stücke Futters, die in ihrem Wege liegen, als ob es Steine oder anderes lebloses Material wäre. Obschon ich diese Würmer viele Wochen hindurch gehabt habe, ist es mir nicht in einem einzigen Falle gelungen, sie zu füttern. Mit dem Verlust des supraösophagischen Ganglions scheint das Thier die Fähigkeit verloren zu haben die spezifischen Reak-

tionen auf die chemischen Reize, die vom Futter ausgehen, zu zeigen.

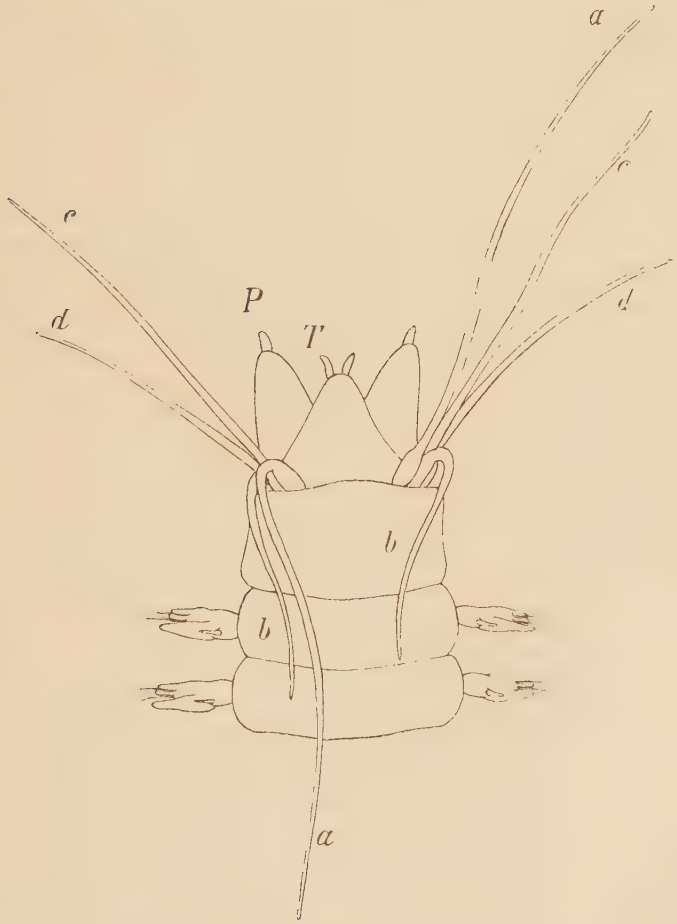


Figur 4.

6. Entfernung beider Ganglien, des Ober- und Unterschlundganglions. Nach dem Verlust dieser beiden Ganglien verfahren die Thiere ähnlich den Würmern, denen das Unterschlundganglion allein ausgeschnitten wurde. Sie sind ruhig, graben sich nicht ein und fressen nicht. Sie zeigen Stereotropismus, indem sie am Rande der Schüssel entlang kriechen. Als ich einige vorsichtig mit Sand bedeckte, blieben sie zwei Tage in der künstlichen Grube und würden wahrscheinlich länger darin geblieben sein, wenn sie beim Wechseln des Wassers im Gefäss nicht aufgestört worden wären. Derartig operirte Thiere geben einem Gelegenheit, die Reaktionen der Ganglien der Fühlfäden zu beobachten. Die anatomischen Verbindungen dieser Ganglien sind kurz folgende:

Vom subösophagischen Ganglion gehen ein paar Kommissuren rund um den Schlund und vereinigen sich mit dem supraösophagischen Ganglion, wodurch, wie stets bei den Anneliden, ein vollständiger Schlundring zu Stande

kommt. An jeder dieser Kommissuren ist ein Ganglion (Fig. 4 *g*), von dem ein Nervenast ausgeht, der sich sofort in zwei Aeste theilt, die zu je einem der beiden Bauchfühler gehen. Die Rückenfühler auf jeder Seite werden auf ähnliche Weise von einem Ganglion (Fig. 4 *d*) innervirt, das an einem grossen Nerv (dem



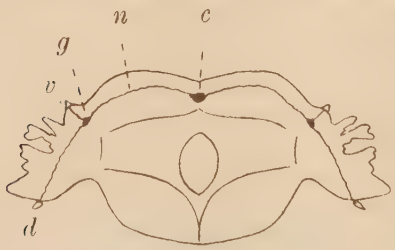
Figur 5.

accessorischen Nerv Quatrefages') hängt, der vom subösophagischen Ganglion ausgeht und dicht bei der ösophagischen Kommissur und parallel damit verläuft.

Wie schon erwähnt, reagirt das Thier, dessen Oberschlund-Ganglion entfernt ist, immer noch, wenn einer der Fühler gereizt wird. Nach Entfernung des Unterschlund-Ganglions ruft Reizung

der Fühler Reflexbwegungen dieser Organe hervor, obwohl das Thier nach einer Reizung nicht mehr zurückprallt. Um nun in letzterem Falle zu bestimmen, ob das Centrum der Reflexbewegungen der Fühler im supraösophagischen Ganglion liegt oder nicht, beobachtete ich die Reaktionen dieser Anhängsel bei Würmern, denen sowohl die supra- wie subösophagischen Ganglien ausgeschnitten waren. Unter diesen Bedingungen wurde ein gereizter Fühler ausnahmlos an den Körper gelegt, zum Beweise, dass ein vollkommen entwickeltes Reflexcentrumnoch vorhanden war. Weitere Experimente zeigten, dass Reizung des einen der beiden Fühler, die von demselben Ganglion innervirt werden, Bewegung in beiden hervorrief. Wenn man z. B. in Figur 5 *a* reizte, bewegt sich *a* allein, oder auch *b* kann sich bewegen. Auf dieselbe Art kann Reizung von *c* allein oder *d* allein Bewegung in beiden, *c* und *d*, hervorrufen. Andererseits verursachte Reizung von *a* und *b* nie Reflexe in *c* oder *d*, oder umgekehrt. Aus diesen Reaktionen, die sich mit maschinenmässiger Regelmässigkeit wiederholen, folgt, dass die Ganglien an den Kommissuren die Centren sind für die Reflexbewegungen der beiden Paare Bauchfühler und dass gleichfalls die Reflexcentren für die beiden Rückenfühlerpaare in den entsprechenden Ganglien an den accessorischen Nerven liegen.

7. Die Ganglien der Parapodien. Die Entdeckung von getrennten Reflex-Nervencentren für die Fühlfäden legte den Gedanken nahe, dass die anderen beweglichen Anhängsel, die Parapodien, gleichfalls ähnliche Nerven-Mechanismen besässen. Diese Centren waren in den Parapodialganglien zu suchen (Fig. 6 *g*, Fig. 4 *a*), die nahe der Basis jedes Parapodiums liegen. Diese Ganglien liegen in den grossen Nerven (*n*), die paarweise in jedem Segment von dem Ganglion des Bauchstranges ausgehen. Sobald der Nerv das Parapodialganglion verlässt, theilt er sich, der eine Ast geht nach einem kleinen Fühler (*v*) an dem Bauchende des Parapodiums. Ein anderer Ast geht über an die Rückenseite des Parapodiums und dringt in ein ähnliches Organ (*d*) an seinem Rückenende.



Figur 6.

Um nun die Existenz eines solchen Reflexcentrums zu be-

stimmen, experimentirte ich, wie folgt: Aus der Mitte einer grossen, gesunden Nereis schnitt ich ein aus 25 Segmenten bestehendes, zwei bis drei Centimeter langes Stück aus. Ich brachte die eine Klinge einer kleinen Scheere in den Verdauungskanal und machte etwas seitlich vom Bauchnervenstrang einen Längsschnitt durch die Körperwand von einem Ende zum anderen. Dann machte ich einen ähnlichen Schnitt auf der anderen Seite des Nervenstranges und entfernte den ganzen Streifen Gewebe, der die Mitte der Bauchwand bildet und natürlich den entsprechenden Theil des Nervenstrangs. Es blieb also ein Wurm, der vom Centralnervensystem, oder was man gemeiniglich dafür ansieht, vollkommen frei war. Ich reizte den Fühler am Rückenende eines Parapodiums durch leichtes Kneifen mit einer kleinen Zange. Jeder Reiz wurde durch eine starke Bewegung des Parapodiums erwiedert. Reizung des Bauchfühlers verursachte auch Bewegungen des Parapodiums. Die Bewegungen folgen der Reizung mit mechanischer Präzision und demonstriren über allen Zweifel das Vorhandensein eines Reflexcentrums für jedes Parapodium. Bei vielen Anneliden existiren solche Ganglien entweder als gut entwickelte Massen oder als zerstreute Zellen oder Zellgruppen. Dass diese Zellen als Centren gewisser Reflexe, wie z. B. der Absonderung von den Schleimdrüsen, funktioniren bei Berührung mit den Wänden der Röhre (Loeb), erscheint höchst wahrscheinlich.

IV. Experimente mit Regenwürmern.

Friedländer (3) fand, dass Entfernung des supraösophagischen Ganglions beim Regenwurm das Eingraben nicht beeinflusste, dass jedoch das Thier nach Entfernung des subösophagischen Ganglions sich nicht mehr eingrub. Dies warf die Fragen auf: Giebt es ein lokalisirtes Reflexcentrum für das Eingraben des Regenwurms? Liegt dies Centrum im subösophagischen Ganglion?

1. Entfernung des subösophagischen Ganglions. Ich anästhetisirte die Würmer mit Chloroform, drei bis vier Tropfen in 50—100 cbm Wasser. Nach Entfernung des Ganglions gab ich den Würmern wenigstens 24 Stunden Frist, um sich von der Operation zu erholen, bevor ich sie durch irgend welche Beobachtungen störte. In den ersten Tagen nach dem Verlust dieses Ganglions machten die Thiere gelegentlich spontane Bewegungen

und krochen mit dem Schwanz voraus; aber man konnte sie auch dazu bringen, vorwärts zu kriechen, nämlich durch Reizung des Schwanzendes. In den ersten Tagen graben sich die Würmer sicher nicht ein; aber nach 5—6 Tagen fangen sie an sich in die Erde zu bohren und zwar mit dem Schwanz zuerst. Allerdings können sie sich nicht in so feste Erde bohren wie unverletzte Würmer; aber wenn das Material nicht zu fest ist, graben sie sich bald ein; und in allen Fällen machen sie die charakteristischen Bohrbewegungen. Binnen ein oder zwei Wochen nach der Operation beginnen sie auch wieder mit dem Kopf zu graben. Diese Beobachtungen habe ich oft wiederholt, stets mit denselben Resultaten.

Die Thatsache, dass das Eingraben mit dem Kopf so bald nach der Operation eintrat, zeigt, dass Regeneration des Ganglions die Rückkehr dieser verlorenen Fähigkeit nicht zu erklären vermag. Ein Exemplar, dessen Eingraben ich eine Woche nach der Operation beobachtet hatte, wurde zwei Wochen später getödtet und sezirt. Die Regeneration des Ganglions war damals noch in keinem merklichen Grade vorgeschritten.

2. Entfernung des subösophagischen und zweier oder mehrerer folgender Ganglien. Friedländer (3) entfernte bei seinen Experimenten gewöhnlich mit dem subösophagischen Ganglion 2—3 gleich dahinter befindliche Ganglien. Er fand gewöhnlich, dass solche Thiere sich nicht eingruben, aber er erwähnt die Thatsache, dass eins sich in die Erde zu graben schien. Giebt es ein begrenztes Reflexcentrum für dieses Eingraben?

Ein Wurm, bei dem ich das subösophagisehe und die nächsten vier Ganglien entfernte, versuchte sich, mit dem Kopfe am achten Tage nach der Operation einzugraben. Alle Grabebewegungen vollzogen sich in vollkommener Weise, ausser dass die verwundeten Segmente sich nicht gehörig zusammenzogen und in Folge dessen das Kopfende zu stumpf war, um sich in die Erde zu schieben, obgleich der Wurm angestrengte Versuche machte dies zu thun. Andere, bei denen 2—3 Ganglien ausser dem subösophagischen entfernt worden waren, verfuhren gerade so. Es versteht sich von selbst, dass alle sich in die lockere Erde mit dem Schwanz voran einzubohren vermochten.

Die operirten unterschieden sich also von den normalen Wür-

mern nur dadurch, dass die ersteren nicht so kräftig arbeiten können wie die letzteren und deshalb nur in lockerem Boden sich einzugraben im Stande waren. Diese Thatsachen bestätigen Loeb's Ansicht (9), dass das Eingraben der Würmer ein Reflexakt ist, der vom Stereotropismus abhängt und demgemäss nicht auf einen besonderen Theil des Thieres beschränkt ist. Dem Licht ausgesetzt wird das Thier unruhig, und der Stereotropismus veranlasst es sich einzugraben. Lichtempfindlichkeit wie Stereotropismus besitzen alle Theile des Wurms, nicht nur der vordere Theil.

3. Geköpfte Würmer. Nachdem ich zu dem eben konstatirten Schlusse gelangt war, suchte ich, einer Vermuthung von Loeb folgend, festzustellen, ob nicht geringe Verschiedenheiten bezüglich der Funktionen oder der Aktionsintensität bei successiven Ganglien von vorn nach rückwärts vorhanden wären. Ich schnitt aus einer Anzahl von Würmern einige Segmente — 5 bis 9 — aus dem vorderen Theile; aus einer anderen Reihe schnitt ich 13 bis 16 und aus anderen die ganze vordere Hälfte des Körpers. Ich suchte nun die Unterschiede dieser drei Gruppen von Thieren zu bestimmen.

a. Spontaneität. Die Unterschiede in der Spontaneität waren sehr deutlich, — thatsächlich so gross, dass ein Beobachter der ersten Gruppe nur hätte schliessen können, dass die geköpften Thiere fast ebenso viele Spontaneität besitzen wie normale Würmer, während ein Beobachter der dritten Gruppe hätte schliessen können, dass nach der Köpfung nur geringe Spuren von Spontaneität verbleiben. Allein es ist wirklich müssig in diesen Fällen von Spontaneität zu reden, wenn wir darunter Reactionen auf innere Reizquellen im Gegensatz zu äusseren verstehen; denn die Würmer befinden sich während der Beobachtung unter der Einwirkung zweier mächtigen äusseren Reizquellen, nämlich Licht und Berührung. Von diesem Standpunkte aus lösen sich die Unterschiede zwischen den drei Gruppen auf in Unterschiede der Reaktionszeit und Unterschiede der Ermüdbarkeit; besonders letztere. Je grösser die Anzahl der aus dem vorderen Körpertheil geschnittenen Segmente ist, desto eher kommt der in Bewegung gesetzte Mechanismus zur Ruhe.

b. Eingraben. Was ich bezüglich des Eingrabens von Würmern, die ihres subösophagischen Ganglions beraubt sind, behauptet habe, trifft auch auf Würmer zu, bei denen der ent-

sprechende Theil des Körpers einfach abgeschnitten ist. Der Reflex des Eingrabens ist vollkommen erhalten. Würmer, bei denen 16 Segmente oder weniger aus dem vorderen Ende geschnitten sind, versuchen immer noch sich in den Boden zu bohren. Natürlich können sie das mit dem vorderen Ende nicht vollführen, aber in lockerem, körnigem Dünger und Humus können sie sich mit dem Schwanz zuerst einbohren, und dabei machen sie vollkommen charakteristische Grabebewegungen.

Wenn Würmer, denen die ganze vordere Hälfte abgeschnitten war, Lichtreizen ausgesetzt wurden, so machten sie Anstrengungen, um sich unter die Oberfläche zu bohren. Wenn das Material locker genug war, drängten sich einige Thiere so hinein, dass sie vollkommen bedeckt waren; aber bei jedem Versuch blieben auch mehrere dieser hinteren Hälften ganz auf der Oberfläche. Die unruhigen Bewegungen, welche sie machten, wenn man sie dem Lichte aussetzte, ähnelten oft mehr den Bewegungen beim Graben, als beim Kriechen, aber die Anstrengungen waren gewöhnlich resultatlos und von sehr kurzer Dauer. Das Verhalten dieser Würmer berechtigt ganz gewiss zu dem Glauben, dass das Eingraben kein lokalisirter Reflex ist. Auch der Schluss hat viel für sich, dass die Funktionsverschiedenheiten der successiven Ganglien eher Grad- als Qualitätsunterschiede sind; dass aber je mehr nach hinten ein Ganglien liegt, seine Funktionen desto reinere Reflexbewegungen sind und sich desto weniger Spontaneität darin offenbart. In anderen Worten, die Ganglien des vorderen Theils des Centralnervensystems reagiren mehr auf innere Reizquellen, als die des hinteren Theils. Von diesem Standpunkte aus kann man keinen besonderen Theil des Nervensystems als den bezeichnen, der ausschliesslich Gehirnfunktionen besitzt, sondern solche Funktionen gehören etwas mehr den vorderen Theilen an, als den hinteren Theilen des Centralnervensystems. Das harmonirt mit der Bemerkung Loeb's, dass der Unterschied zwischen den vorderen und den hinteren Theilen nicht allein dem Centralnervensystem zuzuschreiben sei, sondern auch den reizbaren Strukturen in der Haut. Ein Ueberfluss höchst sensitiver peripheraler Organe vorn, und ein Mangel daran hinten könnte den anscheinenden Unterschied der Spontaneität in den beiden Theilen des halbirten Wurmes augenscheinlich hervorbringen.

V. Experimente mit Blutegeln.

Operationen am Centralnervensystem des Blutegels sind schwieriger, als bei Nereis und Lumbricus wegen der bekannten Thatsache, dass der Nervenstrang von einem grossen Blutsinus umgeben ist. Das Gehirn und die subösophagischen Ganglien ebenfalls sind verhältnissmässig sehr klein und liegen sehr nahe am Schlunde. Der Blutegel, besonders Hirudo, lässt sich schwer anästhetisiren, verglichen mit anderen Anneliden. Ich fand, dass es am besten ist, das Thier in eine 10procentige Alkohollösung zu tauchen, bis es ruhig wird. Chloroform war nicht zweckmässig, weil es die Schleimdrüsen zu so intensiver Thätigkeit stimulirte, dass das Thier unangenehm mit der Drüsenabsonderung bedeckt ward.

1. Section des Nervenstranges. Das Durchschneiden des Nervenstranges oder die Entfernung von ein bis zwei Ganglien beim Blutegel, Hirudo medicinalis, bringt Störungen in der Coordination hervor, die grösser sind als beim Regenwurm, aber sehr viel geringer als bei Nereis. Der normale Blutegel macht den vorderen Saugnapf los, zieht den vorderen Körpertheil schnell zusammen und streckt ihn aus. Die Zusammenziehung und Ausdehnung setzt sich schnell nach hinten fort, bis der ganze Körper lang und dünn ist, dann saugt sich der vordere Saugnapf fest, der hintere Saugnapf lässt los, die Längsmuskeln ziehen sich zusammen, machen den ganzen Körper kurz und dick und bringen den hinteren Saugapparat eine beträchtliche Strecke vorwärts. Jetzt hängt sich dieser fest, der vordere Saugnapf lässt los, und so wiederholen sich dieselben Bewegungen.

Beim Kriechen der operirten Blutegel beobachtete ich mehrere Abweichungen von der normalen Methode. Sehr oft zieht sich nur das vordere Ende zusammen und streckt sich, saugt sich fest und kontrahirt seine Längsmuskeln. Zuweilen beginnen die hinteren Längsmuskeln zu erschlaffen, ehe der vordere Saugnapf sich befestigt hat, und dann ist das Kriechen vom normalen nur wenig verschieden. In allen solchen Fällen sind aber die Ausdehnung und Zusammenziehung des hinteren Theils merklich geringer als bei normalen Thieren und vollziehen sich auch langsamer. Der operirte Theil ist immer dadurch erkennbar, dass er nicht so zusammengezogen wird, wie die Theile dicht vor oder hinter dem-

selben. Manchmal lässt der hintere Saugapparat nicht los, nachdem der vordere sich befestigt hat, und dann ziehen beide Theile gegeneinander, ohne vorwärts zu kommen. In anderen Fällen schleppt der hintere Theil hinten nach, mit dem Saugnapf nach

Figur 7.

unten, der sich aber nicht fest ansaugt. Manchmal war das Fehlen der Coordination sehr merklich; in Fällen nämlich, wo der hintere Theil schwamm, während der vordere zu kriechen versuchte. Dann sah ich den vorderen Theil kontrahirt und wie zur Vertheidigung aufgerollt, während der hintere Theil schwamm. Ein ander Mal hatte sich der Körper torquirt und beide Saugnäpfe waren festgesogen und wollten nicht loslassen (Fig. 7).

2. Entfernung mehrerer Ganglien des Nervenstranges. Bei dieser Operation muss man sich sehr in Acht nehmen und nicht in den Darmkanal schneiden, was sehr leicht geschehen kann wegen der Ausbauchungen des Verdauungskanals und seiner verhältnissmässig dünnen Wandungen. Nachdem ich den gewünschten Theil der Ganglienkette entfernt hatte, nähte ich die Wundöffnung mit feinem Seidenfaden zu. Man muss auch darauf achten, dass die Thiere nicht fressen oder wenigstens sie nicht zu viel fressen lassen. Wenn der Verdauungskanal ziemlich vollgefüllt ist, birst er fast sicher in der Wundgegend, und dann hat das Thier bald mit Wundinfektionen zu kämpfen.

Nach Entfernung mehrerer Ganglien finden coordinirte Ortsbewegungen zwar noch statt, eher seltener als nach einfacher Durchschneidung des Stranges. Bei einem Thier, dem ein Stück des Nervenstranges mit vier Ganglien vor zwei Monaten exstirpirt worden war, beobachtete ich ziemlich gut ausgeführte Ortsbewegungen. Beim Kriechen fand die gewöhnliche Reihenfolge von Bewegungen statt mit dem Unterschiede von der normalen, dass der hintere Saugapparat nicht festgesogen zu sein schien, während der Kopf vorgestreckt wurde. Wenn der Körper gedehnt und zusammengezogen wurde, nahm der operirte Theil an der Zusammenziehung nicht theil. 69 Tage nach der Operation tödtete ich dies

Thier und fand keine Spur von Regeneration des Nervenstranges an der operirten Stelle.

Gewöhnlich denkt man sich die Nervenkette des Wurmes analog, wenn nicht homolog dem Rückenmark der Wirbelthiere. Ich versuchte zu entdecken, ob zwischen den Muskeln der Körperwand und den entsprechenden Ganglien des Stranges trophische Zusammenhänge beständen, denen zu vergleichen, welche zwischen den Wirbelskelettmuskeln und den Ganglienzellen in den vorderen Hörnern der grauen Masse im Rückenmark bestehen. Wenn solch ein Zusammenhang existirte, würde man erwarten, Degeneration der Muskeln nach Entfernung der Ganglien vorzufinden. In diesem Punkt haben meine Untersuchungen bis jetzt nur ein negatives Ergebniss gehabt. Ich entfernte bei einer Anzahl Thiere mehrere Ganglien und ihre verbindenden Kommissuren und hielt die Thiere nach der Operation zwei Monate lang am Leben. Dann tödtete und sezirte ich sie und ein Theil des Körpers innerhalb des operirten Theils und ein ähnlicher Theil von dem unverletzten Theil wurden gleichzeitig gehärtet in Paraffin eingebettet und geschnitten. Eine Anzahl Schnitte von beiden Theilen wurden auf denselben Objektträger gebracht und ganz genau demselben Färbungsprocess unterworfen. Eine sorgfältige Untersuchung zeigte nicht den geringsten Unterschied zwischen den Muskeln der operirten und denen der normalen Thiere.

Dass die Muskeln nach Entfernung des Stranges nicht degeneriren, beweist nicht, dass der Zusammenhang zwischen Nerv und Muskel im Wurm prinzipiell von dem bei den höheren Thieren verschieden ist. Die Erklärung mag darin liegen, dass Ganglienzellen in den Nerven vorkommen. Diese Zellen können die wahren trophischen Centren für die Muskeln sein und physiologisch den Parapodialganglien der Polychaeten entsprechen. Letztere dienen, wie wir bei Nereis gesehen haben, als Centren der Reflexthätigkeit und sind möglicherweise auch trophische Centren für die Muskeln, welche sie innerviren. Die anatomische Struktur des Blutegels macht die Reflexfunktion dieser Ganglienzellen schwer demonstrirbar, aber deshalb könnte sie doch existiren.

3. Entfernung des Unterschlund-Ganglions. Besonders vorsichtig muss man bei der Entfernung dieses Ganglions sein wegen seiner Kleinheit und weil es nahe bei der Speiseröhre liegt.

Während der ersten paar Tage nach der Operation wird der vordere Saugnapf nicht gebraucht. Das vordere Ende des Körpers erscheint angeschwollen und unbeholfen. Durch Berührung des hinteren Saugnapfes bringt man die Thiere leicht zum Schwimmen. Nach einigen Tagen erlangt der Blutegel die Kraft wieder, die vordere Spitze seines Körpers auszudehnen und sich mit dem vorderen Saugnapf zu befestigen. Zwei bis drei Wochen nach der Operation vermögen sich die Blutegel an einen Frosch fest zu saugen und in beinahe normaler Weise zu fressen. Diese Beobachtung wurde häufig wiederholt. Keine anderen Anneliden, mit denen ich experimentirte, waren im Stande, Nahrung zu sich zu nehmen nach Verlust des subösophagischen Ganglions. Das Ergebniss wird jedoch durch eine von Herrn V. E. Mc. Caskill entdeckte anatomische Thatsache (die in einer demnächst zu veröffentlichenden Arbeit enthalten ist) bestätigt, dass nämlich bei diesem Blutegel die Kiefer und ein grosser Theil des vorderen Saugapparats nicht vom subösophagischen, sondern vom supraösophagischen Ganglion innervirt werden.

VI. Recapitulation der Ergebnisse.

Zum Schlusse wünsche ich noch die wichtigeren, beim Beobachten der Funktionen der verschiedenen Ganglien gewonnenen Ergebnisse in vergleichender Weise zusammenzufassen:

A. Das Oberschlund-Ganglion.

1. Bei Nereis.

a. Exemplare von Nereis, die ihr supraösophagisches Ganglion verloren haben, nehmen keine Nahrung zu sich. Ihre Reaktion auf Nahrungsstoffe ist von ihrer Reaktion auf andere fremde Körper, wie Steinchen oder Holzstückchen, nicht verschieden. Lähmung der Fresswerkzeuge findet nicht statt, aber

> das Oberschlund-Ganglion scheint zu fungiren als Centrum für die Reaktionen auf chemische, durch Anwesenheit von Nahrungsstoffen hervorgerufene Reize, oder als Weg für die Uebertragung dieser Reize.

b. Ihres supraösophagischen Ganglions beraubt gräbt sich Nereis gewöhnlich nicht ein, Lähmung des Schlundes ist sicher

nicht vorhanden. Es ist daher wahrscheinlich, dass das supraösophagische Ganglion Centrum oder Bahn für diejenigen Reaktionen ist, welche die normalen Grabebewegungen des Kopfes hervorbringen.

c. Exemplare von Nereis, die das supraösophagische Ganglion verloren haben, sind besonders unruhig. Sie zeigen ein anormales Bestreben vorwärts zu rennen. Dies Bestreben kann sie veranlassen sich durch Hindernisse einen Weg zu bahnen, anstatt ihnen aus dem Wege zu gehen. Unter solchen Umständen kann Eingraben stattfinden. Sie ähneln Schrader's Fröschen ohne Gehirn und ohne den vorderen Theil der Medulla, und Goltz' Hunden, denen die vorderen Hälften der Grosshirnhemisphären exstirpirt waren.

2. Beim Regenwurm.

Die Störungen nach Verlust des supraösophagischen Ganglions sind beim Regenwurm nicht sehr hervortretend. Die operirten Thiere essen und graben sich ein wie normale Thiere.

B. Das Unterschlund-Ganglion.

1. Beim Nereis.

a. Nach Verlust des subösophagischen Ganglions bleibt Nereis sehr ruhig und macht wenige spontane Bewegungen.

b. Nereis nimmt nach Verlust des subösophagischen Ganglions keine Nahrung zu sich. Der Schlund ist schlaff und vorgestreckt und nach Verlust des subösophagischen Ganglions fast vollständig gelähmt. Folglich hängen bei Nereis die motorischen Innervationen beim Ergreifen und Verschlingen der Nahrung vom subösophagischen Ganglion ab.

c. Exemplare von Nereis ohne subösophagisches Ganglion graben sich nicht ein. Bewegungen des Schlundes sind die Hauptsache bei der Arbeit des Eingrabens; aber die sehr weitgehende Lähmung des Schlundes nach Verlust des genannten Ganglions macht diese Bewegungen unmöglich.

Eine Vergleichung der Ergebnisse der Exstirpirung des supraösophagischen Ganglions mit den Resultaten der Exstirpirung des subösophagischen Ganglions bei Nereis scheint darauf hinzudeuten, dass die Grab- und Fressreflexe des subösophagischen Ganglions

normaler Weise durch Impulse in Thätigkeit gesetzt werden, die entweder von dem supraösophagischen Ganglion kommen oder durch dasselbe passiren.

2. Beim Blutegel.

Die Entfernung des subösophagischen Ganglions zieht beim Blutegel den Verlust keiner bestimmten, charakteristischen Reaktion nach sich. Bei Hirudo scheint das subösophagische Ganglion in seiner Funktion von den andern Ganglien der Bauchkette nicht verschieden zu sein.

3. Beim Regenwurm.

Nach Entfernung des subösophagischen Ganglions frisst der Regenwurm nicht. Er gräbt sich auch nicht in normaler Weise ein, doch bleibt das Bestreben sich einzugraben nach Verlust dieses Ganglions bestehen.

C. Die Ganglien der Bauchkette.

Beim Regenwurm, beim Blutegel und bei Nereis bleiben die Segmente, in denen die Bauchganglien exstirpirt worden sind, schlaff und nehmen an den Ortsbewegungen keinen Theil.

Bei diesen Thieren funktionirt jedes Ganglion der Nervenkette als das locale Centrum für sein entsprechendes Segment.

D. Die Ganglien der Parapodien und der Fühler.

Bei Nereis besitzt jedes bewegliche Anhängsel ein unabhängiges Reflexcentrum.

Die Ganglien der Parapodien sind die Centren für die Reflexbewegungen der Parapodien.

Die grossen Ganglien der ösophagischen Kommissur und des accessorischen Nervs sind Centren für die Reflexbewegungen der Fühlfäden.

Litteratur.

1) Claparède, Annèlides Chétopodes du Golfe de Naples.
2) Darwin, Vegetable Mould and Earthworms, London. 1881.
3) Friedländer, Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungs-Mechanismus der Regenwürmer. Archiv f. d. gesammte Physiologie, Bd. 58.

4) Friedländer, Ueber das Kriechen der Regenwürmer. Biologisches Centralblatt, Bd. 8.
5) Friedländer, Zur Beurtheilung und Erforschung der thierischen Bewegungen. Biologisches Centralbl., Bd. 11.
6) Goltz, Ueber die Verrichtungen des Grosshirns. Fünfte Abhandlung. Archiv f. d. gesammte Physiologie, Bd. 34.
7) Graber, Grundlinien zur Erforschung des Helligskeits- und Farbensinnes der Thiere. Prag. 1884.
8) Hoffmeister, Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig. 1845.
9) Loeb, Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Arch. f. d. gesammte Physiologie, Bd. 56.
10) Loeb, Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg. 1890.
11) Loeb, Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. (Heliotropische Krümmungen.) Archiv f. d. gesammte Physiologie, Bd. 47.
12) Loeb, Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Arch. f. d. gesammte Physiologie, Bd. 54.
13) Quatrefages, Mémoires sur le système nerveux des annèlides. Annales des Sciences Naturelles, S. 3, T. 14.
14) Schrader, Zur Physiologie des Froschgehirns. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 41.
15) Verrill, Report upon the Invertebrate Animals of Vineyard Sound and the Adjacent Waters. Washington, 1874.